TERAPSIDOS, MAMIFEROS MESOZOICOS Y ARCOSAURIOS EN LA HISTORIA BIOGEOGRAFICA DE AMERICA DEL SUR

JOSE F. BONAPARTE*

Introducción

Sin duda que la interpretación de la biogeografía histórica de nuestro continente ha variado fundamentalmente en los últimos años, al punto que todos advertimos estar en una nueva etapa interpretativa en la que se manejan datos concurrentes de variada naturaleza. Entre ellos se incluyen el análisis de las evidencias paleontológicas frente al registro fósil mundial; el uso de la información paleogeográfica reciente aportada por diversas líneas de investigaciones geofísicas y geológicas que fundamentan la teoría de la deriva de los continentes, con la existencia del supercontinente de Gondwana hasta fines del Mesozoico. Finalmente la interpretación de las evidencias filogenéticas de cada grupo zoológico aporta también información de gran valor para la historia biogeográfica. Creemos que para obtener bases interpretativas firmes de la evolución biogeográfica de América del Sur es inevitable el análisis de por lo menos esas tres disciplinas.

Esta moderna biogeografía histórica ha superado el esquema holarticista sostenido con variable intensidad por prestigiosos investigadores como Mathew (1915), Simpson (1940, 1943, 1950), Colbert (1952), Mayr (1952), Darlington (1957), etc., durante la primer mitad de nuestro siglo. Sin desestimar el gran aporte interpretativo de la teoría holarticista, particularmente en relación al poblamiento de mamíferos de América del Sur, o gran parte de ellos, esta nueva etapa está logrando substanciales avances biogeográficos para Sudamérica y los restantes continentes del Hemisferio Sur, proponiendo en ciertos casos explicaciones más racionales a diversos problemas biogeográficos, algunos de especial significación como el de la distribución de las Ratites, de los Marsupialia, de las tortugas Meiolaniidae, Pelomedusidae y Chelydidae.

Como se señala más arriba, uno de los requerimientos importantes para las interpretaciones biogeográficas, en nuestro caso de Sudamérica, consiste en el conocimiento de su registro fósil, particularmente aquel del Mesozoico y Cenozoico. De él se obtendrá información sobre las características de sus faunas fósiles y hasta dónde ellas tienen que ver con el panorama zoológico actual del continente.

En tal sentido las faunas fósiles de mamíferos sudamericanos del Terciario y Cuaternario son comparativamente bien conocidas, tanto en su composición y evolución, como así en sus muy diversas relaciones con la fauna de mamíferos actuales. De ella existe buena información (ver Patterson y Pascual 1968) a partir del Paleoceno superior de Chubut (Argentina) y de Itaboraí (Brasil), aunque subsisten importantes problemas interpretativos sobre el origen geográfico y filogenético de algunos de sus grupos importantes como los

* Fundación Miguel Lillo y Facultad de Ciencias Naturales - Tucumán - Argentina.

Marsupialia (Hoffstetter 1970; Cox 1973), Xenarthra, Caviomorpha y Platyrhyni (Lavocat 1973; Wood 1972; Hoffstetter 1975), todos ellos bien representados en la fauna actual de América del Sur.

Si seguimos la historia de los mamíferos actuales (Eutheria, Metatheria y Prototheria) hacia sus orígenes, podemos ver que existe un consenso general en admitir que los placentarios surgieron en Asia durante el Cretácico superior (o algo antes), según lo demuestran los elocuentes hallazgos en Mongolia (Kielan-Jaworowska 1975) y el reanálisis de los Deltatheridae con caracteres de grado Metatheria-Eutheria (en Cox 1974), colonizando desde allí los restantes continentes.

Se ha postulado que los marsupiales se habrían originado en América del Norte durante el Cretácico superior (Campaniano inf.), hace unos 75 millones de años (Clemens 1968; Fox 1971), aunque Hoffstetter 1970 y Cox 1973) admiten la posibilidad que este grupo habría evolucionado antes en el Hemisferio Sur, para colonizar luego América del Norte en el Cretácico superior. La idea es aceptable pero faltan las bases fácticas, ya que no se han registrado marsupiales en el Hemisferio Sur antes del Cretácico más superior de Laguna Umayo del sur de Perú (Sigé 1968).

En cuanto a los Prototheria, representados solamente en Australia, su origen es muy incierto. La sugerencia de Cracraft (1975) que estos procederían de Africa o eventualmente de América del Sur tiene en su favor dos aspectos: a) que la época de separación entre Australia y Africa vía Antártida corresponde al Jurásico, época en la que es razonable suponer que un stock de prototerios (incluso monotremas o antecesores) hayan quedado aislados en Australia; b) los registros de huellas fósiles de primitivos mamíferos del Jurásico superior de Patagonia (Casamiquela 1964) hablan en favor de la existencia de primitivas formas que podrían haber colonizado Australia vía Antártida hasta fines del Cretácico y principios del Terciario.

Terápsidos de América del Sur

En los últimos años se ha ampliado considerablemente el registro de tetrápodos mesozoicos en nuestro continente. Su análisis general y las perspectivas de nuevos hallazgos nos brindan, además de la información sobre la historia de su fauna, el concepto de su relativa riqueza faunística. Sudamérica se pobló de tetrápodos por lo menos a partir

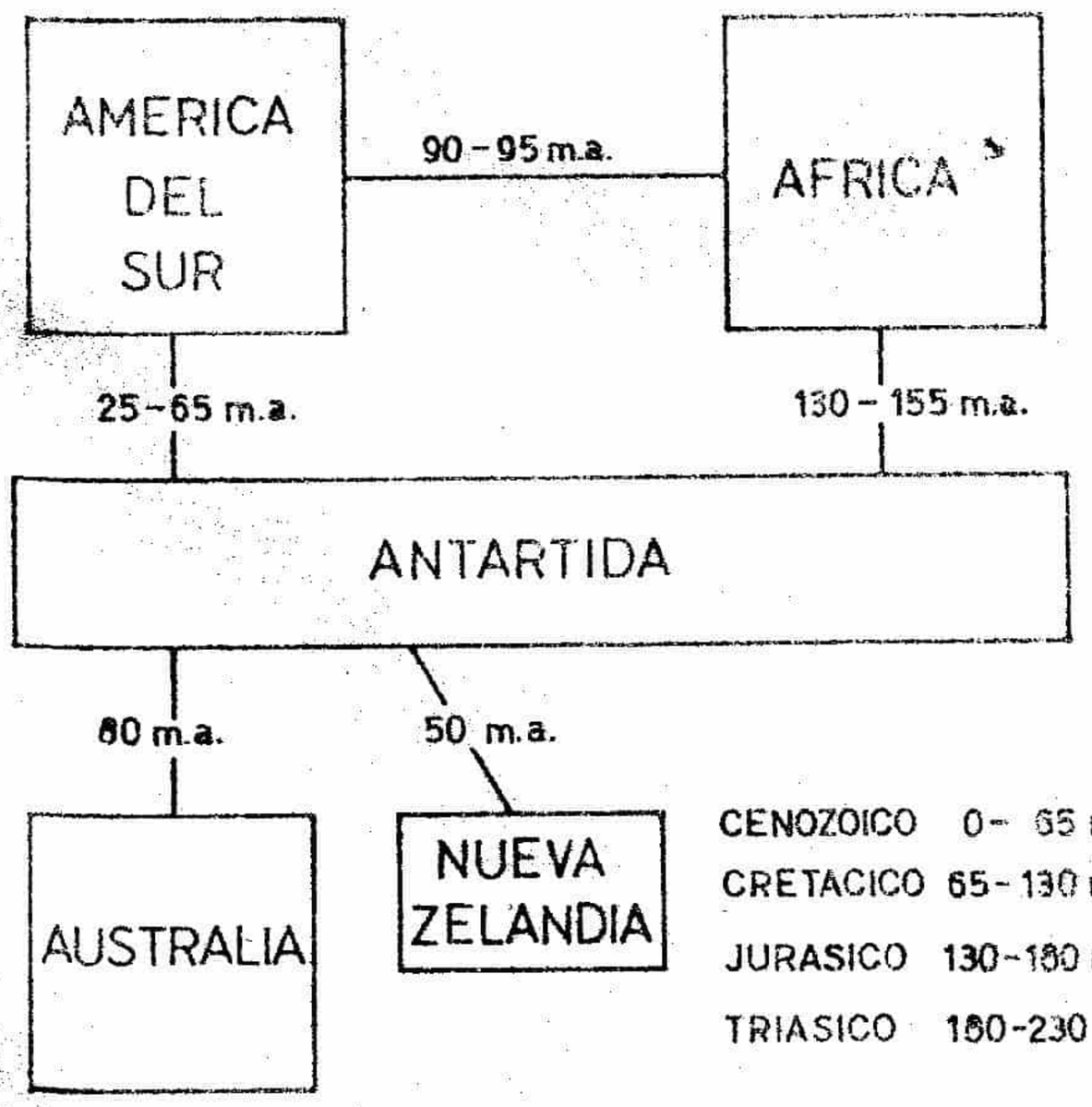

Fig. 1.– Representación esquemática de las fechas aproximadas de separación de los continentes de Gondwana. Parcialmente modificado de Cracraft (1975).

del Pérmico superior (Barberena y Daemon 1974), ya que desde entonces en adelante nos encontramos con una secuencia comparativamente continua de asociaciones de tetrápodos continentales. Un tratamiento sintético de sus terápsidos y arcosaurios puede ser oportuno para mostrar el rol filogenético de América del Sur en la composición de las faunas mesozoicas y eventualmente cenozoicas.

Los reptiles mamiferoides sudamericanos se conocen a partir del Pérmico superior del sur de Brasil (Form. Rio do Rasto) publicado por Barberena y Daemon (op.cit.). Con notable profusión y variedad se los ha documentado prácticamente en todo el Triásico, particularmente en diversas regiones de Argentina (Bonaparte 1973) y en el sur de Brasil (Bortoluzzi y Barberena 1967), el conjunto representando a dos subórdenes muy dispares. Uno es el de los Anomodontia, con *Endothiodon* sp. del Pérmico superior de Brasil, *Kannemeyeria, Vinceria, Dinodontosaurus, Chanaria, Ischigualastia* y *Jachaleria* distribuidos a lo largo de casi todo el Triásico de Argentina y *Stahleckeria, Barysoma, Dinodontosaurus* y *Jachaleria* en el Triásico medio hasta superior (Barberena en prensa) del sur de Brasil. Estos anomodontes fueron formas herbívoras, muy especializadas, en los que desaparecieron todos sus dientes excepto los caninos en algunas especies. Las formas terminales del Triásico medio y superior alcanzaron tallas considerables, extinguiéndose a fines del Triásico sin dejar descendencia.

El restante suborden es Theriodontia, entidad de gran interés anatómico y filogenético ya que de ella se originaron los primeros mamíferos a fines del Triásico. En Sudamérica los teriodontes conocidos corresponden a dos infraórdenes: Cynodontia e Ictidosauria. Los cinodontes reúnen los caracteres anatómicos óptimos como para admitir que de ellos se originaron los mamíferos Prototheria y Theria, (Hopson y Crompton 1969; Barghusen y Hopson 1970). Los Ictidosauria, pequeños teriodontes muy avanzados hacia la condición de mamíferos, se extinguieron sin dejar descendencia en el Triásico superior; se conoce un género de La Rioja, Argentina, *Chaliminia* (Bonaparte MS.) y de Africa del Sur se conocen tres géneros, *Tritheledon, Pachygenelus* y *Diarthrognathus*.

Pero veamos la evolución de los Cynodontia sudamericanos. Las familias representadas son Cynognathidae, Galesauridae, Chiniquodontidae, Probainognathidae y Therioherpetontidae entre las de hábitos insectívoros y/o carnívoros, y los Traversodontidae representando a las formas de hábitos omnívoro-herbívoros. *Traversodontidae:* estos cinodontes de dientes transversalmente anchos, que se extinguieron al comienzo del Triásico superior sin dejar descendencia, fueron muy abundantes en el Triásico de América del Sur. Su presencia, en menor número, ha sido documentada en Africa (Crompton 1955), en la Unión Soviética (Tatarinov 1973), probablemente en América del Norte (Baird 1973), y recientemente en la India (Chatterjee 1977).

De Argentina se los conoce en las faunas locales de Puesto Viejo y Rio Mendoza (Triásico inferior), Los Chañares (Triásico medio) e Ischigualasto (Triásico superior). En Brasil se ha documentado ampliamente su presencia en la fauna local de Santa María (Triásico medio superior). Los géneros *Pascualgnathus, Andescynodon* y *Rusconiodon* del Triásico inferior, muestran caracteres arcaicos en su estructura dentaria que se manifiestan en una dentición previa de tipo sectorial en las formas inmaduras, la que es reemplazada por otra de tipo gonfodonte, con amplias superficies de trituración.

Los géneros del Triásico medio de Argentina y Brasil como *Massetognathus, Traversodon, Gomphodontosuchus,* muestran perfeccionamientos en el mecanismo de oclusión dentaria, que es más ajustado, y el inicio de la tendencia a producir una leve rotación de los últimos postcaninos hacia una posición oblícua en relación al plano axial del cráneo. También se advierte en ellos la tendencia a la procumbencia de los incisivos.

Finalmente, en los Traversodontidae del Triásico superior como *Exaeretodon* e *Ischignathus,* los postcaninos rotaron de su posición transversal al eje craneano hasta unos 45°, logrando así superficies masticatorias más amplias en

donde friccionaban los dientes inferiores por medio de los movimientos axio-transversales de la mandíbula. En estos géneros la procumbencia de los dientes anteriores es muy marcada, favoreciendo la formación de un amplio diastema entre los postcaninos y los caninos. Además, la tendencia a producir formas relativamente gigantes, con cráneos de hasta 60 cm. en *Exaeretodon* se manifiesta en los últimos Traversodontidae sudamericanos.

La extinción de estos cinodontes omnívoros-herbívoros a comienzos del Triásico superior coincidió con el sostenido florecimiento de distintos tipos de tecodontes (Archosauria) iniciados en el Triásico medio, y también con el surgimiento de los primeros dinosáurios, los Herrerasauridae (Benedetto 1973).

Cinodontes carnívoros: los Cynognathidae y Galesauridae, escasamente representados en las faunas locales de Puesto Viejo y Rio Mendoza, (Triásico inferior de Argentina), presentan un grado evolutivo notable hacia la condición de mamíferos, pero subsisten diversos caracteres pre-mamiferoides de importancia como el arco temporal laminar y alto, la presencia de la barra postorbitaria, la persistente articulación entre el articular y el cuadrado, el reemplazo dentario alternado tipo reptiliano, etc. Las especies argentinas son *Cynognathus minor* de Puesto Viejo y *Cromptodon mamiferoides* de Rio Mendoza (Bonaparte 1969; 1972).

Las familias Chiniquodontidae, Probainognathidae y Therioherpetontidae se las registra en América del Sur desde el Triásico medio hasta la base del Triásico superior de Brasil y Argentina. En ellos se observa que el paladar secundario óseo es notablemente extenso; la articulación mandibular en Probainognathidae es doble, o sea entre cuadrado y articular y simultáneamente entre dentario y escamosal (Romer 1970). En la familia Therioherpetontidae los avances son más notables: no existe el arco postorbitario, el frontal delimita la órbita, el arco temporal es bajo y delgado, de sección triangular, y los postcaninos superiores muestran una incipiente bifurcación de la raíz. *Therioherpeton cargnini* del Triásico medio superior de Brasil (Bonaparte y Barberena 1975) es una forma realmente transitiva entre cinodontes carnívoro-insectívoros y los primeros mamíferos del Triásico superior.

Ignoramos si Therioherpetontidae originó efectivamente a algún grupo de mamíferos del Triásico superior; hasta el presente no se han documentado en Sudamérica pero sí en Africa del Sur (Crompton 1964). Al respecto, la evidencia paleogeográfica disponible (Valencio 1972; Cox 1974) indica que ambos continentes eran parte de una misma masa continental durante el Triásico-Jurásico, por lo que la falta de mamíferos triásicos en Sudamérica puede ser resultado del conocimiento incompleto de su registro fósil.

Mamíferos mesozoicos de América del Sur

En el Jurásico continental de la provincia de Santa Cruz (Patagonia Argentina) se han registrado abundantes huellas, muy nítidas, de un pequeño mamífero capaz de caminar en la forma normal y además saltar a la manera de una liebre, apoyando las cuatro extremidades en un mismo plano transversal (Casamiquela 1964). Estas huellas denominadas *Ameghinichnus patagonicus*, indican con elocuencia la existencia de mamíferos, ya sean prototerios o pantoterios en el Jurásico superior de nuestro continente. A ellos se los puede suponer eventuales descendientes directos o indirectos de Therioherpetontidae, y podrían estar vinculados (siguiendo en parte a Cracraft 1975) con los monotremas de Australia.

El Cretácico de Sudamérica no ha brindado hasta ahora más evidencias de mamíferos que aquellas de Laguna Umayo en el sur de Perú (Grambast *et al.* 1967; Sigé 1968, 1972) atribuida al Cretácico superior por los autores franceses, pero cuya edad no está definitivamente comprobada (Mendivil com. pers.; Patterson com. pers.). De Laguna Umayo se conocen diversos dientes de pequeños marsupiales primitivos, algunos de ellos referidos al género *Alphadon* del Cretácico superior de América del Norte, y otros a didélfidos indeterminados. De la misma localidad se conoce un fragmento mandibular con dientes, atribuida por Thaler (en Grambast *et al.* 1967) a un condilartro que presenta-

ría caracteres más avanzados que el único condilartro cretácico, *Protoungulatum* de América del Norte.

Como se advierte, las evidencias de mamíferos mesozoicos de nuestro continente son magras. Es indudable que un cuadro más amplio de la existencia de mamíferos mesozoicos en Sudamérica depende, en gran medida, de las adecuadas exploraciones que se puedan llevar a cabo en los extensísimos afloramientos jurásicos y particularmente cretácicos que exiten en Argentina, Bolivia, Perú, Brasil, etc.

Evolución de los *Archosauria*

Esta variada, y durante el Mesozoico, pujante subclase de reptiles, tiene abundantes evidencias en América del Sur, algunas de ellas de especial relevancia filogenética. Su registro más variado y de mayor interés evolutivo procede de depósitos continentales del Triásico, particularmente del Triásico medio de Argentina y Brasil, y del Triásico superior de Argentina. El orden ancestral de esta subclase, los Thecodontia, tiene un abundante registro en dichos países, que sumado al procedente de otros continentes brinda información muy amplia sobre este orden que dio origen a pterosaurios, cocodrilos, saurisquios y ornitisquios, o sea a los principales componentes de las asociaciones faunísticas continentales del Mesozoico.

Thecodontia: las faunas locales de Los Chañares (Argentina) y Santa María (Brasil) correspondientes al Triásico medio, como así las de Ischigualasto y Los Colorados (Argentina) correspondientes al Triásico superior, poseen entre sus componentes un significativo porcentaje de tecodontes de variados linajes y niveles de organización.

Entre los Proterosuchia, el suborden más primitivo de los Thecodontia, existieron en América del Sur representantes de sus dos líneas evolutivas conocidas: la de los grandes carnívoros de hábitos terrestres, y la de los carnívoros de tamaño modesto con tendencia manifiesta a los hábitos acuáticos. Del primer linaje, que en Africa del Sur está representado por los Erythrosuchidae y en América del Sur por los Ranisuchidae, conocemos a *Luperosuchus* de Los Chañares (Romer 1971 b), *Ranisuchus* y *Prestosuchus* de Santa María (Huene 1942; Barberena MS.), *Saurosuchus* de Ischigualasto (Reig 1959; 1962; Sill 1974) y *Fasolasuchus* (Bonaparte MS) de Los Colorados.

Fueron formas predatoras provistas de cráneos grandes que en *Prestosuchus* sp. descripto por Barberana (MS.) alcanza 1 metro de longitud, tamaño comparable al cráneo incompleto de *Fasolasuchus*.

El restante linaje de Proterosuchia, aquél de tamaño modesto y hábitos acuáticos, está representado en Los Chañares por dos formas vinculadas, *Chanaresuchus* y *Gualosuchus* (Romer 1971; 1972); en Santa María por *Cerritosaurus* Price (1946); y en Ischigualasto por *Proterochampsa* Reig (1959). Este género de Ischigualasto que representa la culminación de este linaje, es de aspecto cocodriloide, con el cráneo chato y decorado, al punto que en la primera etapa de su conocimiento se lo consideró un primitivo cocodrilo (Reig 1959; 1962; Sill 1967).

Un nivel evolutivo sensiblemente más avanzado que el de los Proterosuchia está representado por los Pseudosuchia. Este suborden de tecodontes muestra especializaciones pediales que revelan el comienzo de una firme tendencia evolutiva que se manifestó ampliamente en diversos arcosaurios post-triásicos (saurisquios y ornitisquios bípedos). Entre los Pseudosuchia se distinguen dos infraórdenes (Bonaparte 1975 a), uno de ellos con numerosos caracteres cocodriloides, los Sphenosuchia. Ambos infraórdenes están bien representados en el Triásico de América del Sur.

Ornithosuchia. Dos familias integran este infraorden, los Ornithosuchidae y los Lagosuchidae. Los primeros están muy bien representados en América del Sur. *Gracilisuchus* Romer (1972 b) de Los Chañares (Triásico medio), es de tamaño mediano-chico, en cuyo cráneo persisten algunos caracteres de *Euparkeria* del Triásico inferior de Africa del Sur. Posee la pelvis bastante más avanzada que en *Eupar-*

keria (pubis e isquión más largos), lo mismo que los huesos apendiculares con cabezas de articulación mejor definidas; y el tarso del tipo crurotarsal, muy elaborado. En la fauna local de Ischigualasto se ha registrado el ornitosúquido *Venaticosuchus* Bonaparte (1970), del que se conoce un solo ejemplar. En él se advierte el desarrollo de especializaciones en el cráneo, particularmente en la hipertrofia de los premaxilares. Finalmente, de la fauna local de Los Colorados (Triásico final) se conoce *Riojasuchus* Bonaparte (1969; 1971 a), por medio de varios ejemplares. *Riojasuchus* representa una forma extrema, final, de la evolución de los Ornithosuchidae. Su organización pedial no avanzó más allá de la condición de cocodrilos terrestres, con el miembro posterior plantígrado, y la pelvis con el ileón sin proyección anterior. Pero el cráneo muestra notables especializaciones; entre ellas, la región occipital ocupa una posición casi dorsal, el premaxilar es curvado hacia abajo y los dientes anteriores muy proyectados hacia atrás.

La restante familia, Lagosuchidae, se conoce solamente de la fauna local de Los Chañares por medio del género *Lagosuchus* Romer (1971 c, Bonaparte, 1975) y eventualmente *Lagerpeton* Romer (1971 c). Esta familia de Pseudosuchia ha sido considerada potencialmente ancestral a los dinosaurios saurisquios y ornitisquios ya que sus caracteres osteológicos revelan una notable mezcla de rasgos propios de tecodontes avanzados y al mismo tiempo de primitivos dinosaurios saurisquios. Se trata en verdad de la única entidad taxonómica de Thecodontia que ofrece un cuadro transitivo tan elocuente a la condición de los primitivos saurisquios como Herrerasauridae y Prosauropoda.

Entre los caracteres avanzados más notables de Lagosuchidae citamos la condición mesotarsal y la resultante posición digitígrada del miembro posterior; la tibia sensiblemente más larga que el fémur; la cavidad glenoidea de la cintura escapular dirigida hacia atrás y el húmero con la cresta deltoidea extensa distalmente, caracteres vinculados que permiten al húmero realizar los movimientos ántero-posteriores en un plano más o menos vertical; y la zonación de la secuencia de vértebras presacras, con un tipo morfológico en las cervicales, otro en las cérvico-dorsales y otro en las dorsales posteriores (Bonaparte 1975), que representan en conjunto especializaciones concomitantes con la posición bípeda y la versatilidad de movimientos axiales que esa posición requiere.

Sphenosuchia. Este infraorden de Psudosuchia se caracteriza por presentar numerosos caracteres cocodriloides, ya sea en la región temporal del cráneo como en la cintura pectoral y el carpo. En el cráneo, el escamosal se proyecta lateral y posteriormente y al mismo tiempo, el sector dorsal del cuadrado y del cuadradoyugal se han desplazado medialmente hacia la pared craneana.

En la cintura pectoral los Sphenosuchia muestran el coracoides con una amplia proyección póstero-medial y en el carpo, el radial y el ulnar son huesos largos de características cocodriloides. Esta suma de caracteres cocodrilianos de los Sphenosuchia hace pensar que integraron el grupo ancestral a Crocodilia, ya que difícilmente se puede comprender el desarrollo de caracteres especializados en distintas partes del esqueleto en grupos no relacionados.

Se conocen esfenosuquios de Africa del Sur (*Sphenosuchus*), de América del Norte (*Hesperosuchus*), de América del Sur (*Pseudhesperosuchus* y eventualmente *"Triassolestes"*) y probablemente de Europa (*Saltoposuchus*), todos procedentes del Triásico superior. *"Triassolestes"* es parte de la fauna local de Ischigualasto, (parte inferior del Triásico superior); está representado por materiales muy elocuentes, con evidencias claras que el carpo cocodriloides ya estaba desarrollado a principios del Triásico superior. *Pseudhesperosuchus* de la fauna local de Los Colorados está basado en un esqueleto prácticamente completo. Ambos géneros de América del sur se caracterizan por ser cuadrúpedos, con sus extremidades largas y delgadas, caracteres propios de animales muy corredores. Estos rasgos pediales especializados junto a ciertos detalles del tar-

so, hacen pensar que las formas sudamericanas conocidas no podrían ser antecesoras de los Crocodilia, sino que representarían a una rama lateral, especializada, del grupo ancestral que originó a los cocodrilos del Triásico superior.

Aetosauria: estos tecodontes acorazados, conocidos solamente en el Triásico superior de Europa, América del Norte y América del Sur desarrollaron hábitos herbívoros y eventualmente necrófagos, según lo sugiere la anatomía de la región anterior del cráneo y sus caracteres dentarios. En las faunas locales de Ischigualasto y de Los Colorados fueron un importante componente en esas asociaciones de reptiles según lo indican sus abundantes restos fósiles.

El género de Ischigualasto, *Aetosauroides* Casamiquela (1961) es el más antiguo aetosaurio conocido ya que formó parte de una fauna dominada por terápsidos y rincosaurios, o sea más antigua que las faunas dominadas por tecodontes y prosaurópodos en las que participaron la mayoría de los Aetosauria conocidos, y que fueron típicas de la parte alta del Triásico superior. A esta edad precisamente corresponde la fauna local de Los Colorados de la que formó parte *Neoaetosauroides*, forma más especializada que *Aetosauroides* en sus caracteres dentarios, la morfología craneana y detalles del esqueleto posteraneano (Bonaparte 1971), y del cual se han localizado restos muy completos.

TRIASICO	FAUNA LOS COLORADOS	FAUNA EL TRANQUILO FAUNA LOS COLORADOS
	FAUNA ISCHIGUALASTO	FAUNA ISCHIGUALASTO
	FAUNA SANTA MARIA FAUNA LOS CHAÑARES	FAUNA SANTA MARIA FAUNA LOS CHAÑARES
	FAUNA RIO MENDOZA FAUNA PUESTO VIEJO	
PERMICO SUPERIOR	ENDOTHIODON SP. (FORM. RIO DORASTO)	

Cuadro 1.- Se indican las evidencias de tetrápodos pérmicos y la secuencia de faunas locales con Therapsida y Archosauria de América del Sur.

	MAMMALIA	ARCHOSAURIA
JURASICO	AMEGHINICHNUS	HUELLAS DE BOTUCATU (BRASIL) HUELLAS DE TARAPACA (CHILE) DELATORRICHNUS WILDEICHNUS SARMIENTICHNUS METRIORHYNCHIDAE FAUNA DE CERRO CONDOR PTEROSAURIOS METRIORHYNCHIDAE AMYGDALODON

Cuadro 2.- Se indican las evidencias de Mammalia y Archosauria en el Jurásico de América del Sur, (ver el texto).

	MAMMALIA	ARCHOSAURIA
CRETACEO	CONDYLARTHRA MARSUPIALIA	FAUNA DE EL BRETE (ARGENTINA) FAUNA FORM. BAURU (BRASIL) FAUNA GRUPO NEUQUEN COCODRILOS URUGUAY FAUNA DEL GRUPO CHUBUT CHUBUTISAURUS PTEROSAURIOS BAÑOS DEL FLACO (CHILE) ORNITISQUIOS DE SOUSA (BRASIL)

Cuadro 3.-Se indican las evidencias de Mammalia y Archosauria en el Crétácico de América del Sur, (ver el texto).

	MAMMALIA	ARCHOSAURIA
CENOZOICO	MARSUPIALIA CONDYLARTHRA LITOPTERNA 4 ORDENES NO NOTOUNGULATA NOTOUNGULATA XENARTHRA RODENTIA PRIMATES CARNIVORA PROBOSCIDEA PERISSODACTYLA ARTIODACTYLA	SEBECIDAE ALLIGATORIDAE CROCODYLIDAE GAVIALIDAE NETTOSUCHIDAE

Cuadro 4.- Se indican las evidencias de Mammalia y Crocodylia en el Cenozoico de América del Sur. En el texto se da información más detallada solo con referencia a Crocodylia.

Dinosaurios

América del Sur tiene un interesante registro fósil de ambos órdenes de dinosaurios, aunque evidentemente incompleto para el Jurásico y el Cretácico por falta de exploraciones metódicas. Recordemos que el grueso de las colecciones de dinosaurios cretácicos de Patagonia han sido hechas por geólogos, o por paleontólogos interesados en mamíferos cenozoicos. No obstante, en los últimos años diversos trabajos de campo de Casamiquela en Rio Negro y Chubut, de Bonaparte en Salta y Chubut, y de G. Leonardi en Paraíba y San Pablo (Brasil) han resultado en progresos substanciales del registro fósil en los últimos 4 años. *Saurischia:* Theropoda y Sauropodomorpha son los subórdenes reconocidos de los dinosaurios saurisquios. El primero incluye a formas principalmente carnívoras cuyo registro más antiguo es *Staurikosaurus* del Triásico medio superior de Brasil (Colbert 1964), posible descendiente de la familia de seudosuquios sudamericanos Lagosuchidae.

El segundo suborden, Sauropodomorpha, aparece súbitamente en el Triásico superior, tanto en ambientes sedimentarios de "tierras altas" (Los Colorados de La Rioja), como de "tierras bajas" (El Tranquilo, Santa Cruz). Según el registro disponible parece que estos dinosaurios herbívoros habrían colonizado la mitad austral de América del Sur procedentes de otras latitudes.

Theropoda. Este suborden se integra con los infraórdenes Coelurosauria y Carnosauria. De los primeros se ha documentado material poco elocuente en la fauna local de Los Colorados (Triásico superior), consistente en una extremidad posterior incompleta (Bonaparte 1971 a). Del Jurásico superior solo se conocen icnitas descriptas por Casamiquela (1964), atribuidas a tres géneros distintos: *Wildeichnus, Delatorrichnus* y *Sarmientichnus,* todos de pequeña talla y procedentes de la formación La Matilde de Santa Cruz, Argentina.

Del Cretácico superior del Rio Sehuen (Santa Cruz) se conoce un fragmento proximal de fémur, *Loncosaurus* Ameghino, interpretado por Huene (1929) como perteneciente a un celurosaurio. Finalmente, restos de otro celurosaurio indeterminado se ha coleccionado en 1975 (Bonaparte *et al.* en prensa) en la Formación Lecho del sur de la provincia de Salta.

El infraorden Carnosauria incluye formas típicamente carnívoras, de talla mediana a grande, de hábitos bípedos, con una tendencia manifiesta al gigantismo y a la reducción de las extremidades anteriores, que alcanzó su máxima expresión en géneros del Cretácico superior como *Tyrannosaurus, Tarbosaurus,* formas gigantes de América del Norte y Asia respectivamente. Los primeros pasos de su historia evolutiva acontecida durante el Triásico están muy documentados en América del Sur; en cambio es mucho menor la información disponible para el Jurásico y Cretácico.

Su primer y más antiguo representante es *Staurikosaurus* del Triásico medio superior de Brasil (Colbert 1964) representado por material elocuente. Se trata de una forma más bien pequeña, con las extremidades posteriores largas y fuertes, la pelvis con una mezcla de caracteres especializados y primitivos (estos últimos en el ileón). Esta forma de Brasil es algo más antigua que *Herrerasaurus* de Ischigualasto, y eventualmente su antecesor.

Herrerasaurus por su parte es de mayor tamaño, aunque esencialmente denota el mismo nivel de organización. La fuerte disparidad entre las extremidades sugiere que los hábitos bipedales serían muy frecuentes en este género. Asimismo su dieta carnívora está bien demostrada por lo robusto del maxilar y de sus dientes. Otro saurisquio de la fauna local de Ischigualasto es *Ischisaurus* Reig (1963), que podría corresponder a Carnosauria.

Del Jurásico superior de Chubut (Formación Cañadón Asfalto) se ha extraído recientemente gran parte del esqueleto de un carnosaurio comparable a *Allosaurus.* Finalmente, en el Cretácico se ha documentado su presencia en distintos países de América del Sur, Colombia, Bolivia, Chile, Brasil y Argentina por medio de hallazgos de dientes aislados, en otros casos por medio de icnitas, y en un solo caso por medio de material óseo elocuente. Se trata de *Genyodectes* del Cretácico de Chubut, representado por premaxilar,

maxilar y dentario con la mayor parte de su típica dentición carnívora.

Es evidente que los Theropoda existieron durante todo el Mesozoico en América del Sur, y que cumplieron su rol de formas predatoras de distinto grado, en forma comparable a lo registrado en América del Norte y Europa con mayor documentación paleontológica.

Sauropodomorpha. Los infraórdenes Prosauropoda (Triásico) y Sauropoda (Jurásico-Cretácico) componen esta notable agrupación de gigantescos dinosarios cuadrúpedos, herbívoros, distribuidos en casi todo el mundo.

Su registro en América del Sur se inicia en el Triásico superior, documentado en las faunas locales de Los Colorados (La Rioja) y El Tranquilo (Santa Cruz) por medio de numerosos ejemplares de prosaurópodos plateosáuridos y melanorosáuridos. En la fauna local de Los Colorados se conoce *Riojasaurus* Bonaparte (1969; 1971 a) un Melanorosauridae; y a *Coloradia* Bonaparte (MS.), un Plateosauridae. En la fauna local de El Tranquilo se ha registrado *Plateosaurus* sp. (Casamiquela MS.) y diversos ejemplares pequeños de una familia, probablemente nueva, de Prosauropoda, con caracteres craneanos muy peculiares, actualmente en estudio.

Los Prosauropoda aparecen en el Triásico superior en forma abundante, como elementos dominantes en las asociaciones de edad. Por ahora no conocemos formas ancestrales próximas en América del Sur, lo cual hace pensar que poblaron este continente (o parte de él) en forma bastante rápida. En la actualidad se piensa que los Prosauropoda se extinguieron a fines del Triásico, lo cual parece en parte objetable por cuanto en el Jurásico inferior de la India (Jain *et al.* 1975) se han registrado enormes saurópodos como *Barapasaurus*, probables descendientes de algunos de los linajes conocidos de grandes saurópodos, p. e. los Melanorosauridae.

Los saurópodos conocidos del Jurásico de Sudamérica son muy pocos. Uno de ellos es *Amygdalodon* Cabrera (1947), Casamiquela (1963), de la Formación Cerro Carnerero, Pampa de Agnia, Chubut, de probable edad Bayociano (parte inferior del Jurásico medio). Consta de materiales fragmentarios pero suficientemente diagnósticos como para reconocer con bastante seguridad sus afinidades. Se trata de un primitivo "cetiosáurido", que en las clasificaciones recientes de Sauropoda (Romer 1966; Charig 1967) lo incorporan a la familia Brachiosauridae o Morosauridae respectivamente, debido a la falta de interpretaciones sistemáticas definitivas de estos grandes saurópodos.

De niveles algo más altos en el Jurásico, específicamente de la Formación Cañadón Asfalto correspondiente al Caloviano-Oxfordiano (Tasch y Volkheimer 1970), de las cercanías de Co. Cóndor en la Prov. de Chubut, se ha logrado, a principios de 1977 restos de cuatro esqueletos incompletos de grandes saurópodos, sin estudiar aún, aparentemente referibles a "Brachiosauridae": Morosauridae.

De Colombia, Langston y Durham (1955) dieron a conocer una vértebra completa, aislada, de muy probable edad Jurásica, dato que amplía considerablemente la distribución de los saurópodos jurásicos de América del Sur.

Estas evidencias, aunque poco abundantes, demuestran que existió una fauna de dinosaurios herbívoros en el Jurásico de distintas regiones de América del Sur.

Los saurópodos cretácicos son más abundantes, particularmente en la mitad superior de ese Período. La evidencia disponible muestra la presencia de dos familias sensiblemente distintas: una registrada en el Cretácico inferior ("Chubutisauridae", Del Corro 1975), probablemente Morosauridae, con vértebras caudales anfipláticas; la otra, Atlantosauridae, con vértebras caudales procélicas, registrada desde el Cretácico medio o superior hasta el final del Período, representando a diversos géneros de la subfamilia Titanosaurinae.

Del Cretácico inferior de Chubut (Formación Gorro Frigio) se conoce *Chubutisaurus* Del Corro (1975), representado por materiales asociados elocuentes (no ilustrados), como diversas vértebras y huesos de las extremidades.

En el Cretácico medio o más probable-

mente superior de Chubut, Grupo Chubut, se han registrado diversos géneros de Titanosaurinae, como *Titanosaurus, Argyrosaurus, Antarctosaurus* y *Laplatasaurus*, en su mayoría conocidos por abundante material fragmentario, de dudosa asociación, excepto *Argyrosaurus* (Huene 1929).

En el Cretácico superior de Neuquén, Grupo Neuquén, se han registrado *Titanosaurus, Laplatasaurus, Antarctosaurus* y *Argyrosaurus*, o sea los mismos géneros que en el Grupo Chubut. De aproximadamente la misma edad son los materiales descriptos por Arid (1967) y otros inéditos existentes en la Divisao de Geología e Minería de Rio de Janeiro (Price com. pers.).

Del norte de Argentina, Prov. de Salta, proceden abundantes materiales de titanosaurinos, más especializados que los conocidos hasta ahora, correspondientes a no menos de 4 individuos, extraídos de la Formación Lecho asignable a la parte final del Cretácico superior.

En el Cretácico superior de Chile central se ha registrado el hallazgo de restos de *Antarctosaurus* y otros saurópodos indeterminados (Casamiquela *et al.* MS.), procedentes de la Formación Viñita.

Resumiendo, la historia de los saurópodos sudamericanos incluye buenas evidencias del Jurásico y Cretácico que indican su amplia distribución y abundancia (Cretácico) en este continente.

Ornithischia. La historia de este orden de dinosaurios es mal conocida en América del Sur. No obstante, las evidencias disponibles son elocuentes en mostrar su existencia durante todo el Mesozoico; sin duda que en futuras labores de campo se logrará ampliar la información que actualmente poseemos.

De la parte baja del Triásico superior (fauna local de Ischigualasto), se conoce el dinosaurio ornitisquio más antiguo que se tenga noticia, *Pisanosaurus* Casamiquela (1967; Bonaparte 1975), algo anterior a los del Triásico superior de Africa, Asia y América del Norte. *Pisanosaurus* es un género más bien pequeño, con el cráneo de unos 12 cm de largo, y el ejemplar completo mediría no más de 1.20 m de longitud. A pesar de su gran antigüedad presenta todos los caracteres típicos del orden Ornithischia, con notables especializaciones pediales y dentarias.

En el Jurásico superior de la región de Chacarilla, Prov. de Tarapacá, Chile, se ha reconocido la existencia de huellas fósiles (icnitas) referidas a la familia Iguanodontidae, a las que Casamiquela y Fasola (1968) denominaron *Iguanodinichnus*. Las correspondientes icnitas están bien representadas y no habría dudas sobre la edad de los estratos portadores (Formación Chacarilla, Oxfordense). Estas evidencias son las únicas que indican la existencia de este orden de dinosaurios en el Jurásico de América del Sur.

En el Cretácico las evidencias son más numerosas. Leonardi (MSb) ha estudiado diversas huellas de ornitisquios procedentes de la región de Sousa, Estado de Paraíba, Brasil, de probable edad Cretácico inferior. Este autor ha reconocido huellas de un iguanodóntido (*Sousaichnium*); de un probable Hypsilophodontidae (*Moraesichnium*), y de un ornitópodo indeterminado (*Staurichnium*).

También del Cretácico inferior pero de la región central de Chile, área de Baños del Flaco en la Prov. de Colchagua, Casamiquela y Fasola (1968) describieron grupos de icnitas referidas a la familia Iguanodontidae, reconociendo el mismo género *Iguanodonichnus* documentado para el Jurásico superior y que hemos citado más arriba.

Del Cretácico supeior de Rio Negro, Casamiquela dio a conocer algunos restos fragmentarios que asignó a un representante de la familia Hadrosauridae (Casamiquela 1964), al que se sumó luego otros materiales descriptos por Brett-Surman (1972) procedente de las cabeceras del Rio Chico, Prov. de Chubut. Se trata del género *Secernosaurus* de la subfamilia Hadrosaurinae, basado en 2 ileones, pubis, escápula y vértebras caudales.

Por su parte Tapia (1919) dio a conocer una rama mandibular incompleta de un probable Ceratopsia, *Notoceratops bonarelli*, procedente de las cercanías de las cabeceras del Rio Chico, Prov. de Chubut.

Huene (1929) en su trabajo monográfico sobre los saurisquios y ornitisquios del Cretácico argentino, se refiere a diversos restos de Ankylosauria que en mi opinión no representan evidencias claras al respecto. Por ejemplo *Loricosaurus* está basado en diversas placas que, de acuerdo a materiales coleccionados recientemente en Salta correspondería a titanosáuridos especializados que muestran dos tipos de osificaciones dérmicas.

Finalmente, restos inéditos de ornitisquios de Rio Negro y de Chubut se encuentran actualmente en estudio por Casamiquela.

Si bien la evidencia de ornitisquios sudamericanos es ya elocuente en indicarnos su presencia durante gran parte del Mesozoico, el carácter del material disponible no permite reconocer cómo se habrían desarrollado sus linajes en este continente.

Pterosauria

Se han registrado pterosaurios jurásicos y cretácicos en América del Sur, lo cual revela un biocrón similar al registrado en otras partes del mundo para este grupo de reptiles voladores.

Jurásico. De capas marinas costaneras del Jurásico medio de la Prov. de Neuquén, se dieron a conocer algunos materiales incompletos atribuidos a un dinosaurio Coelurosaurio (Casamiquela 1975). Se trata de una pelvis incompleta, sacro y ambos fémures que en realidad pertenecen a un Pterosauria, especialmente por los caracteres de la pelvis. Esta forma denominada *Herbstosaurus pigmaeus* es referible a la superfamilia Rhamphorhynchoidea.

Cretácico. Del Cretácico inferior de la Prov. de San Luis (Argentina) se conocen abundantes materiales de un Pterodactyloidea, *Pterodaustro guinazui* Bonaparte (1971 b; Sánchez 1973) que integra una familia particular: Pterodaustridae, por sus notables caracteres dentarios. A la misma familia se han referido algunos materiales hallados en niveles más bajos, en la Formación La Cruz de la misma Provincia, a los que se ha denominado *Puntanipterus globosus* Bonaparte y Sánchez (1975).

Según Chong (1976), en la región Preandina del norte de Chile, en depósitos asignados al Jurásico superior-Cretácico inferior, se han registrado restos de un Pterodaustridae referido al género *Pterodaustro.*

De Brasil, Price (1953) dió a conocer un húmero incompleto procedente del Estado de Paraíba, Cretácico superior. Este material fue asignado a la familia (Pteranodontidae) Ornithocheiridae.

Crocodilia

Los restos de cocodrilos fósiles de América del Sur son relativamente abundantes, con evidencias de florecimiento de algunas líneas evolutivas durante el Mesozoico y Cenozoico, como los Notosuchia, Sebecosuchia y Eusuchia.

Protosuchia. Los más primitivos y antiguos cocodrilos corresponden a este suborden, restringido al Triásico superior, aunque de distribución prácticamente mundial.

De Argentina se conoce *Hemiprotosuchus* Bonaparte (1969; 1971 a) procedente de la fauna local de Los Colorados. El material en que está basado es elocuente ya que comprende el cráneo y mandíbulas relativamente completos, diversas placas de la región dorsal y ventral, restos de las extremidades y un coracoides. Los caracteres anatómicos del cráneo de *Hemiprotosuchus,* como así los sedimentos en que se lo ha encontrado, no sugieren hábitos acuáticos, Se trataría de una forma de hábitos terrestres, con el cráneo relativamente alto.

Mesosuchia: En el Jurásico de Argentina y Chile se ha registrado la existencia de diversos cocodrilos con especializaciones propias de hábitos marinos. O sea que el Jurásico sudamericano sólo nos ofrece información sobre una parte de los cocodrilos Mesosuchia, que se especializaron en ambientes marinos, los Metriorhynchidae. Esta familia que integra un infraorden particular, Thallattosuchia (Gasparini 1973), muestra notables adaptaciones osteológicas para el hábitat marino.

Del Jurásico medio del norte de Chile, en la prov. de Antofagasta, se conoce el género *Metriorhynchus* basado en un cráneo y mandíbulas muy conservados.

Procedentes del Jurásico superior del Cerro Lotena, Depto. Zapala, Neuquén, Argentina, se ha estudiado un cráneo y mandíbulas de *Geosaurus* (Gasparini y Dellapé 1976). Aproximadamente de la misma edad es el cráneo descripto por Rusconi (1948) como *"Purranisaurus"*. Según Gasparini (1973) este género muy probablemente es sinonimia de *Metriorhynchus*. Los materiales proceden de la región de Rio Grande, al sur de Malargüe, Mendoza.

Los cocodrilos cretácicos están más abundantemente representados en nuestro continente, con una variedad de formas provenientes en buena proporción de Brasil, además de Uruguay y Argentina. Mayormente corresponden a los infraórdenes Notosuchia y Sebecosuchia, y en menor proporción, a la familia Goniopholidae, infraorden indeterminado, distinto a los anteriores.

Notosuchia. Este infraorden se caracteriza por formas relativamente chicas, presumiblemente de hábitos terrestres y con caracteres francamente primitivos en la región palatina. El registro fósil de los Notosuchia muestra a la familia Uruguaysuchidae en gran parte del Cretácico, y a la familia Notosuchidae restringida al Cretácico superior.

Los Uruguaysuchidae se diferencian de los Notosuchidae por la posición de las narinas externas, que están dorsalmente expuestas, por la ausencia de las ventanas maxilo-palatinas, por las características y número de sus dientes, etc. *Araripesuchus* Price (1959) está basado en la mayor parte de un cráneo y mandíbulas de la Formación Santana, Estado de Piaui, de probable edad Cretácico inferior a medio. El género *Uruguaysuchus* Rusconi (1933), basado en material excepcionalmente completo, procede de la Formación Guichón, Depto. Paysandú, Uruguay.

Finalmente el género *Notosuchus* Woodward (1896; Gasparini 1971) está representado por no menos de 24 ejemplares hallados en las proximidades de la confluencia de los ríos Limay y Neuquén. *Notosuchus* muestra un conjunto de caracteres primitivos y otros avanzados. Entre los primeros, los rasgos de la región palatina; en los segundos muestra el curioso carácter de poseer la región preorbitaria más corta que la postorbitaria.

Sebecosuchia. Los cocodrilos sebecosuquios se caracterizaron por ser formas predatoras, algunos de respetable tamaño, provistos de cráneos relativamente altos y angostos, probablemente de hábitos terrestres. Su biocrón se extiende desde el Cretácico medio o superior hasta el Mioceno superior (La Venta, Colombia). Se reconocen a dos familias, Bausosuchidae limitada al Cretácico, y Sebecidae solamente del Terciario.

La familia Baurosuchidae se integra con los géneros *Baurosuchus* Price (1945) de la Formación Baurú, Cretácico superior del Estado de Sao Paulo; *Cynodontosuchus* Woodward (1896) del Cretácico medio a superior de Neuquén; y con dudas *Peirosaurus* Price (1955), de la Formación Baurú, del Estado de Minas Gerais.

Goniopholidae. Fueron cocodrilos mesosuquios con rasgos osteológicos en el cráneo que indican proximidad con la condición de los modernos cocodrilos (Eusuchia), particularmente en cuanto a la extensión del paladar secundario, razón por la que se los considera como posibles antecesores de éstos.

De América del Sur se conocen los géneros *Itasuchus* Price (1955) y *Machimosaurus* (Huene 1931), ambos procedentes de la Formación Baurú, Cretácico superior de Brasil, representados por materiales fragmentarios.

Otros cocodrilos cretácicos de dudosa interpretación por lo incompleto del material disponible, son *Sphagesaurus* (Price 1950) y *Brasileosaurus* Huene (1931).

Crocodilia Cenozoicos

Durante el Terciario los cocodrilos, únicos sobrevivientes de los Archosauria, lograron una notable diversificación protagonizada ma-

yormente por los modernos Eusuchia. No obstante, también una familia de nivel de mesosuquios, los Sebecidae, logró subsistir durante gran parte del Terciario.

Sebecidae. Esta familia de cocodrilos típicamente sudamericanos, de hábitos predatores, provistos de cráneos altos y dientes carnívoros comprimidos lateralmente, se los ha registrado en el Paleoceno de Itaboraí, Brasil (Paula Couto 1970); en el Eoceno inferior (Casamayorense) de Patagonia con *Sebecus* (Simpson 1937); en el Eoceno superior de Mendoza con *Ilchunaia parea* Rusconi (1946; Gasparini 1972). El último registro de Sebecidae corresponde al Mioceno superior de La Venta, Colombia, con *Sebecus huilensis* Langston (1965).

Alligatoridae. Se registra la historia de esta familia en América del Sur desde el Paleoceno de Itaboraí, Brasil hasta la actualidad. Sus relaciones filogenéticas con los del Hemisferio Norte no están claramente definidas.

Del Eoceno inferior de Chubut se conoce *Eocaiman cavernensis* Simpson (1933) con notables caracteres modernos (Langston 1965); del Oligoceno de Colombia se ha descripto *Balanerodus logimus* Langston (1965) basado en dientes aislados de dudoso valor. Del Mioceno superior de Colombia se conocen *Eocaiman* sp., *Caiman neiveinsis, Caiman sp.* y cf. *Caiman lutecens* (Langston op. cit.).

Del Plioceno medio de Urumaco, Venezuela, se han coleccionado varios géneros de Alligatoridae (Medina cm. pers.); y del Plioceno medio a superior del "Mesopotamiense" de Argentina, se han descripto *Caiman latirostris, Caiman australis, Caiman yacare* y *Caiman* sp. (Báez y Gasparini en prensa).

Del Plio-Pleistoceno se conocen *Brachignathosuchus braziliensis*, forma gigantesca del Amazonas, Brasil, y *Purussaurus* basado en material poco elocuente (Langston 1965).

Finalmente, del Pleistoceno se conocen aligatóridos en la región costanera del Ecuador; en Paraíba, Brasil; y *Caiman latirostris* en el Grupo Chaco de la Prov. de Salta.

Crocodylidae. Esta familia, de gran distribución geográfica y temporal, se la registra en América del Sur desde el Paleoceno inferior de Patagonia (Simpson 1937), con el género *Necrosuchus.*

Del Eoceno superior de Colombia, Langston (1965) cita un género y especie indeterminada de la fauna de Tama en el norte de ese país. En la fauna de La Venta, también de Colombia se ha registrado el género *Charactosuchus* Langston (1965), correspondiente al Mioceno superior, el que muestra caracteres longirrostrinos.

En el Plioceno de Urumaco, Venezuela, se ha coleccionado un probable cocodrílido (Medina com. pers.), y del Plio-Pleistoceno de Acre, Brasil, *Gryposuchus* generalmente referido a esta familia.

Gavialidae. A partir del Oligoceno inferior de Colombia se ha documentado la existencia de esta familia por medio de un conjunto de dientes (Langston 1965) procedentes de Tolima, a los que ese autor consideró como género y especie indeterminada de esta familia.

En el Oligoceno superior de Coyaima, Tolima, Colombia, se ha registrado el Gavialidae *Gavialis colombianus* Langston (1965), representado por gran parte de un cráneo. También de Colombia, e integrando la fauna de La Venta, se conoce una mandíbula referida a *Rhamphostomopsis.*

Ikanogavialis gameroi fue descripta por Sill (1970) procedente del yacimiento de Urumaco, Venezuela, de probable edad Plioceno medio. Del Plioceno medio a superior de Entre Rios, Argentina, se conoce *Rhamphostomopsis neogaeus* Rusconi (1933), y de aproximadamente igual edad de la Prov. de Salta se ha documentado *Rhamphostomopsis* sp. (Gasparini 1968).

Nettosuchidae. Esta familia sudamericana de grandes cocodrilos, provistos de craneo chato, con un hocico muy largo y la región postorbitaria muy corta, se la conoce desde el Mioceno superior de La Venta, hasta el Plio-Pleistoceno de Acre.

De la primer localidad Langston (1965; 1966) dio a conocer ("Nettosuchus") *Mourasuchus atopus*, y de Acre, Price (1964), *Mourasuchus amazonensis* basado en materiales craneanos muy completos. Ambos autores han reconocido directa o indirectamente la probable vinculación de esta familia con los aligatóridos, aunque en forma imprecisa.

En general, la evidencia disponible de los cocodrilos fósiles sudamericanos no ofrece conclusiones filogenéticas definitivas por lo incompleto del registro. Tenemos así que los más antiguos hallazgos de Notosuchia, Sebecosuchia, Alligatoridae, etc. muestran ya los caracteres típicos de gada grupo, sin evidencias de las formas ancestrales, excepto en el caso del primitivo *Hemiprotosuchus* del Triásico superior, potencial antecesor de los Notosuchia y de otros grupos terrestres mesozoicos. No obstante, todo parece indicar que Notosuchia y Sebecosuchia serían grupos originados y diversificados en Sudamérica ya que no se conocen de otros continentes.

Con los Eusuchia la situación es más compleja, aunque la existencia de Goniopholidae en el Cretácico sudamericano hace admitir que algunas de las familias de Eusuchia, p. e. Alligatoridae, se hayan originado en este continente. En el contexto de posibilidades sobre el origen geográfico de Crocodylidae y Gavialidae, debemos recordar que la separación entre Africa y América del Sur ocurrió durante el Cretácico (ver Cox 1974) época en la que Crocodylidae ya estaba diferenciada. De tal modo, teniendo en cuenta el posible origen de Gavialidae en Crocodylidae de rostro largo (Langston 1965), no podemos negar la posibilidad que una u otra familia, o eventualmente las dos se originaran en América del Sur.

BIBLIOGRAFIA

ARID, F. M., 1967. A formaçao Bauru na regiao Norte-Occidental do Estado de Sao Paulo. Fac. Filos., Cienc., y Letras, Sao José do Rio Preto, Sao Paulo; Geociencias *1*.

BAEZ, A. M. y GASPARINI, Z. B. de, (en prensa). Orígenes y evolución de los anfibios y reptiles del Cenozoico de América del Sur. Acta geol. lilloana.

BAIRD, D., 1973. Com. pers.

BARBERENA, M. C. (MS.) A huge Thecodont skull from the Triassic of Southern Brazil. (1977).

BARBERENA, M. C. y DAEMON, R. F., 1974. A primeira ocorrencia de Amphibia (Labyrinthodontia) na formaçao Rio do Rasto. Implicaçoes... etc. XXVIII Cong. Brasil. Geol., Porto Alegre.

BARCHUSEN, H. R. y HOPSON, J. A., 1970. Dentary-Squamosal joint and the origin of Mammals. Science, *168*.

BENEDETTO, J. L., 1973. Herrerasauridae, nueva familia de saurisquios triásicos. Ameghiniana, *10*, 1.

BONAPARTE, J. F., 1969. *Cynognathus minor* n. sp., (Therapsida-Cynodontia), nueva evidencia de la vinculación faunística Afro-Sudamericana a principios del Triásico. I Simp. de Gondwana, (Mar del Plata), Unesco.

BONAPARTE, J. F., 1970. Annotated list of the South American Triassic Tetrapods. II Gondwana Symp., South Africa, 1970.

BONAPARTE, J. F., 1971 a. Los tetrápodos del sector superior de la Formación Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico sup.) Opera lilloana *22*.

BONAPARTE, J. F., 1972. *Cromptodon mamiferoides*, Galesauridae de la Form. Rio Mendoza, Mendoza, Argentina. (Therapsida-Cynodontia). Ameghiniana *9*, 4.

BONAPARTE, J. F., 1973. Edades/Reptil para el Triásico de Argentina y Brasil. V Congr. Geol. Argent., *3*.

BONAPARTE, J. F., 1975 a. The Family Ornithosuchidae. En: Problèmes actuels de paleontologie... etc. Colloq. Intern. C. N. R. S. Nro 218, Paris 1973.

BONAPARTE, J. F., 1975 b. Nuevos materiales de *Lagosuchus talampayensis* Romer (Thecodontia-Pseudosuchia) y su significado en el origen de los Saurischia... etc. Acta geol. lill., *13*, 1.

BONAPARTE, J. F., 1976. *Pisanosaurus mertii* Casamiquela and the origin of the Ornithischia. Journ. Paleont., *50*, 5.

BONAPARTE, J. F., (MS) Un nuevo dinosaurio Plateosauridae, *Coloradia brevis*, de la Form. Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Triásico sup.).

BONAPARTE, J. F., (MS.). *Fasolasuchus tenax*, un tecodonte predador del Triásico superior de Los Colorados, La Rioja, Argentina. (Thecodontia - Proterosuchia).

BONAPARTE, J. F., (MS.). El primer ictidosaurio de América del Sur, *Chaliminia musteloides*. (Triásico superior de La Rioja, Argentina). Reptilia-Therapsida.

BONAPARTE, J. F., 1971 b. Descripción del cráneo y mandíbulas de *Pterodaustro guinazui*, de la Form. Lagarcito, San Luis, Argentina. Publ. Mus. Munic. C. Nat. Mar del Plata, *1*, 9.

BONAPARTE, J. F. y SANCHEZ, T., 1975. Restos de un Pterosaurio, *Puntanipterus globosus* de la Form. La Cruz, Provincia de San Luis, Argentina. Actas I Cong. Argent. Paleont. y Bioestr., *2*, 1975.

BRETT-SURMAN, M. K., 1972. The appendicular anatomy of Hadrosaurian Dinosaurs. Thesis, Univ. Calif., Berkeley, USA.

CABRERA, A., 1943. El primer hallazgo de terápsidos en la Argentina. Notas Mus. La Plata, Paleont. *55*.

CASAMIQUELA, R. M., 1961. Dos nuevos estagonolepoideos argentinos (de Ischigualasto, San Juan). Rev. Asoc. Geol. Argent., *16*, 3-4.

CASAMIQUELA, R. M., 1964 a. Estudios icnológicos. Gob. Prov. Rio Negro.

CASAMIQUELA, R. M., 1964 b. Sobre un dinosaurio hadrosáurido de la Argentina. Ameghiniana, *3*, 9.

CASAMIQUELA, R. M., , 1967. Un nuevo dinosaurio ornitisquio triásico (*Pisanosaurus mertii*, Ornithopoda) de la Formación Ischigualasto, Argentina. Ameghiniana, *4*, 2.

CASAMIQUELA, R. M., (MS.). Nota sobre la presencia de *Plateosaurus* en la Form. El Tranquilo (Santa Cruz).

CASAMIQUELA, R. M. y FASOLA, A., 1968. Sobre pisadas de dinosaurios del Cretácico inferior de Colchagua (Chile). Public. Nro 30, Depto. Geol., Univ. de Chile.

CASAMIQUELA, R. M., CORVALAN, J. y FRANQUESA, F., (MS., 1969) Hallazgo de dinosaurios en el Cretácico superior de Chile y su importancia cronológica-estratigráfica. Inst. de Invest. Geol., Chile.

COX, C. B., 1973. Systematics and plate tectonics in the spread of Marsupials. En: Organisms and Continents through Time, Special Paper in Palaentology *12*.

COX, C. B., 1974. Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. J. Biogeography, *1*.

COLBERT, E. H., 1952. The Mesozoic tetrapods of South America. En: Land connections across the South Atlantic, etc. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., *99*.

CHARIG, A. J., 1967. Archosauria. En: Harland, W. B. *et al.* (Eds) The Fossil Record. London (Geological Society).

DARLINGTON, P. J., 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. New York, J. Wiley & Sons.

DEL CORRO, G., 1975. Un nuevo saurópodo del Cretácico superior, *Chubutisaurus insignis*, (Saurischia - Chubutisauridae) Chubut, Argentina. Actas *1er* Congr. Argent. Paleont. y Bioestrat., *2*.

FOX, R. C., 1971. Marsupial mammals from the early Campanian Milk River Formation, Alberta, Canadá. Zool. J. Linn. Soc., Supp. *50*.

GASPARINI, Z. B. de, 1968. Nuevos restos de *Rhamphostomopsis neogaeus* (Burm.) Rusconi 1933, (Reptilia, Crocodilia) del "Mesopotamiense" (Plioceno medio-superior) de Argentina, Ameghiniana, *5*, 8.

GASPARINI, Z. B. de, 1971. Los Nothosuchia del Cretácico de América del Sur como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia). Ameghiniana, *8*, 2.

GASPARINI, Z. B. de, 1973. Revisión de *"Purranisaurus potens"* Rusconi, 1948 (Crocodilia, Thalattosuchia). Los Thalattosuchia como un nuevo infraorden de los Crocodilia. Actas V Congr. Geol. Argent., *3*.

GASPARINI, Z. B. de, 1972. Los Sebecosuchia (Crocodilia) del territorio argentino. Consideraciones sobre su status taxonómico. Ameghiniana, *9*, 1.

GASPARINI, Z. B. de y DELLAPE, D., 1976. Un nuevo cocodrilo marino (Thalattosuchia, Metriorhynchidae) de la Formación Vaca Muerta (Jurásico, Tithoniano) de la Provincia de Neuquén (Rca. Argentina). 1er Congr. Geol. Chileno, 1976.

GRAMBAST, L. *et al.*, 1967. *Perutherium altiplanensis*, premier Mammifère mesozoique d' Amérique du Sud. C. R. Acad. Sc. Paris, *264*.

HOFFSTETTER, R., 1970. L'histoire biogéographique dés Marsupiaux et la dichotomie Marsupiaux-Placentaires. C. R. Acad. Sc. Paris, *271*.

HOFFSTETTER, R., 1975. El origen de los Caviomorpha y el problema de los Hystricognathi (Rodentia). Actas I Congr. Argent. Paleont. y Bioestr., *2*.

HOPSON, J. A. y CROMPTON, A. W., 1969. Origin of mammals. En: Dobzhansky et al., Evolutionary Biology, *3*.

HUENE, F., 1929. Los saurisquios y ornitisquios del Cretáceo argentino. An. Mus. La Plata, *3*, 2a serie.

HUENE, F., 1931. Verschiedene mesozoische Wirbeltierreste aus Sudamerika. N. Jahrb. f. Miner., etc., *66*, Abt. B.

HUENE, F., 1935-42. Die Fossilen Reptilien des Sudamerikanischen Gondwanlandes. Beck'sche Verlag, Munich.

JAIN, S. L., *et al.*, 1975. The sauropod dinosaur from the Lower Jurassic Kota formation of India. Proc. R. Soc. Lond., A. *188*.

KIELAN-JAWOROWSKA, Z., 1975. Evolution and migrations of the Late Cretaceous Asian Mammals. Colloque inter. C.N.R.S. Nro 218 (Paris 1973). Problèmes Actuels de Paleontologie des Vertebrés.

LANGSTON, W., 1965. Fossil crocodilians from Colombia and the Cenozoic history of the Crocodilia in South America. Univ. Calif. Publ., Geol. Sc., *52*.

LANGSTON, W., 1966. *Mourasuchus* Price, *Nettosuchus* Langston, and the Family Nettosuchi-

dae (Reptilia: Crocodilia). Copeia, *4*.

LANGSTON, W. y DURHAM, W., 1955. A Sauropod dinosaur from Colombia. Journ. Paleont. *29*, 6.

LAVOCAT, R., 1973. Les rongeurs du Miocène D'Afrique Orientale. 1. Miocène inférieur. Mém. et Travaux Inst. Montpellier, *1*.

LEONARDI, G., MS. (1977) On the discovery of an abundant ichno-fauna (vertebrates) in the Botucatu formation s. s. in Araraquara, Sao Paulo, Brazil.

LEONARDI, G., MS. (1977) Nota preliminar sobre seis pistas de dinossaurus Ornithischia da Bacia do Rio do Peixe (Cretaceo inferior) em Sousa, Paraíba, Brasil.

MATTHEW, W. D., 1915. Climate and evolution. Ann. New York Acad. Sc., *24*.

MAYR, E. (Edt.) 1952. The problem of land connections across the South Atlantic, with special reference to the Mesozoic. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., *99*.

MEDINA, C. J., 1973. Com. pers.

MENDIVIL E., S., 1973. Com. pers.

PATTERSON, B. y PASCUAL, R., 1968. Evolution of Mammals on Southern continents. Quart. Rev. Biol., *43*, 4.

PAULA COUTO, C., 1970. Evoluçao de comunidades, modificaçoes faunísticas e integraçoes biocenóticas dos vertebrados cenozóicos do Brasil. Actas IV Congr. Latinoamer. Zool. *7*, *2*.

PRICE, LL. I., 1945. A new reptil from the Cretaceous of Brazil. Div. Geol. e Mineral., Notas Preliminares e Estudos Nro 25.

PRICE LL. I., 1946. Sobre um novo Pseudosuquio do Triássico superior do Rio Grande do Sul. Div. Geol. e Mineral., Bol. *120*.

PRICE, LL. I., 1950. On a new crocodilian. *Sphagesaurus*, from the Cretaceous of the State of Sao Paulo, Brazil. Ann. Acad. Brasil. Cienc., *22*, Nro 1.

PRICE, LL. I., 1950. Os crocodilideos da fauna da formaçao Baurú, do Cretaceo terrestre do Brasil Meridional. Ann. Acad. Brasil. Cienc., *22*, Nro 4.

PRICE, LL, I., 1953. A presença de Pterosauria no Cretáceo superior do Estado da Paraíba. Notas Preliminares e Estudos, Nro 71, Div. Geol. e Mineral.

PRICE, LL. I, 1955. Novos crocodilídeos dos arenitos da Série Baurú, Cretáceo do Estado de Minas Geraes. Ann. Acad. Cienc. Brasil., *27*, Nro 4.

PRICE, LL. I., 1959. Sobre un crocodilídeo notossúquio do Cretácico Brasileiro. Div. Geol. e Mineral., Boletim *188*.

PRICE, LL. I., 1964. Sobre o crânio de um grande crocodilideo extinto do Alto Rio Juruá, Estado do Acre. Ann. Acad. Brasil. Cienc., *36*, Nro I.

PRICE, LL. I., 1973. Com. pers.

REIG, O. A., 1959. Primeros datos descriptivos sobre nuevos reptiles arcosaurios... etc. Rev. Asoc. geol. Argent., *13*, 4.

REIG, O. A., 1961. Acerca de la posición sistemática de la familia Rauisuchidae y del género Saurosuchus. (Reptilia- Thecodontia). Publ. Mus. C. Nat. Mar del Plata, *1*, 3.

ROMER, A. S., 1966. Vertebrate Paleontology, 3a edic. Univ. Chicago Press, Chicago.

ROMER, A. S., 1970. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VI. A Chiniquodontid Cynodont with and incipient squamosal-dentary jaw articulation. Breviora, *344*.

ROMER, A. S., 1971 a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XI. Two new long-snouted thecodonts, *Chanaresuchus* and *Gualosuchus*. Breviora, *379*.

ROMER, A. S., 1971 b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. VIII. A fragmentary skull of a large thecodont, *Luperosuchus fractus*. Breviora *373*.

ROMER, A. S., 1971 c. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. X. Two new but incompletely known long-limbed pseudosuchians. Breviora, *378*.

ROMER, A. S., 1972 a. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XII. The postcranial skeleton of the thecodont Chanaresuchus. Breviora *385*.

ROMER, A. S., 1972 b. The Chañares (Argentina) Triassic reptile fauna. XIII. An early ornithosuchid pseudosuchian, *Gracilisuchus stipanicicorum*. Breviora, *389*.

RUSCONI, C., 1933. Sobre reptiles cretácicos del Uruguay (*Uruguaysuchus aznarezi*) y sus relaciones con los notosuquios de Patagonia. Inst. Geol. y Perf. Uruguay, Bol. *19*.

RUSCONI, C., 1935. Observaciones sobre los gaviales fósiles argentinos. Anal. Soc. cient. Argent. *119*.

RUSCONI, C., 1946. Ave y reptil oligocenos de Mendoza. Bol. Paleont. de Buenos Aires, *21*.

RUSCONI, C., 1948. Plesiosaurios del Jurásico de Mendoza, An. Soc. Cient. Argent., entr. 5, 146.

SANCHEZ, T., 1973. Redescripción del cráneo y mandíbulas de *Pterodaustro guinazui* Bonaparte. (Pterodactyloidea-Pterodaustridae). Ameghiniana *10*, 4.

SIGE, B., 1968. Dents de Micromammifères et fragments d'oeufs de Dinosauriens dans la faune de Vertébrés du Cretacé supérieur de Lagune Umayo (Andes Peruviennes). C. R. Acad. Sc.

Paris, *267*, D.

SIGE, B., 1972. La faunule de mammifères du Crétacé supérieur de Lagune Umayo (Andes Peruviennes). Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 3a ser., *99*, Sc. de la Terre 19.

SILL, W. D., 1967. *Proterochampsa barrionuevoi* and the early evolution of the Crocodilia. Bull. Mus. Comp. Zool., *135*, 8.

SILL, W. D., 1974. The anatomy of *Saurosuchus galilei* and the relationships of the Rauisuchid Thecodonts. Bull. Mus. Comp. Zool., *146*, 7.

SIMPSON, G. G., 1940. Review of the Mammal-bearing Tertiary of South America. Proc. Amer. Philos. Soc., *83*.

SIMPSON, G. G., 1937. An ancient Eosuchian crocodile from Patagonia. Amer. Mus. Novit. *965*.

SIMPSON, G. G., 1933. A new crocodilian from the *Notostylops* beds of Patagonia. Amer. Mus. Novit., *623*.

SIMPSON, G. G., 1943. Turtles and the origin of the fauna of Latin America. Amer. J. Sc. *241*.

SIMPSON, G. G., 1951. History of the fauna of Latin America. En: Baitsell (ed.), Science in Progress (7a Ser.) Yale University Press.

TAPIA, A., 1919. Una mandíbula de dinosaurio procedente de Patagonia. Rev. Soc. Arg. Cienc. Nat., *4*.

TATARINOV, L. P., 1973.

VALENCIO, D. A., 1972. La deriva continental cenozoica y mesozoica en el Atlántico sur. Geoacta, *6*, 1.

WOOD, C. A., 1972. Comparative myology of jaw, hyoid, and pectoral appendicular regions of New and Old World hystricomorph rodents. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., *147*, 3.

WOODWARD, A. S., 1896. On two mesozoic crocodilians, *Notosuchus* (genus novum) and *Cynodontosuchus* (genus novum) from the red Sandstones of Territory of Neuquén (Argentina). Ann. Mus. La Plata. *4*.